

## 霞ヶ浦の沖帯における魚類群集の季節変動

神成田優花<sup>1)\*</sup>・綿引 悟<sup>2)</sup>・外山太一郎<sup>2)</sup>・根本隆夫<sup>2)</sup>・加納光樹<sup>1)</sup>

### Seasonal dynamics in the profundal zone fish assemblage in Lake Kasumigaura, eastern Japan

Yuka KAMINARITA<sup>1)\*</sup>, Satoru WATAHIKI<sup>2)</sup>, Taichiro TOYAMA<sup>2)</sup>, Takao NEMOTO<sup>2)</sup> and Kouki KANOU<sup>1)</sup>

**Abstract:** Seasonal dynamics of the profundal zone (3.1–5.8 m depth) fish assemblage in Lake Kasumigaura, a large shallow inland-sea lake (220 km<sup>2</sup>) in Ibaraki Prefecture, eastern Japan, were examined by monthly bottom trawl-net (mouth size 5.5 m and mesh size 3 mm) sampling from January 2014 to December 2015. A total of 14,840 individuals (mainly late juvenile and adult stages) representing 30 species in 12 families, including 3 commercially important and 2 threatened species, were collected throughout the study period. The mean number of fish species per haul varied from 6.7 to 12.7, with no apparent seasonal tendencies. Considerable seasonal fluctuations in mean numbers of individuals were found in each year (peak abundances > 400 ind./haul in summer and winter seasons), with species composition differing significantly between the two seasons. The most abundant species were *Tridentiger brevispinis*, *Salangichthys microdon*, *Hypomesus nipponensis*, *Gnathopogon elongatus elongatus*, *Ictalurus punctatus*, *Carasius* sp., *Cyprinus carpio*, *Pseudorasbora parva*, *Acanthogobius lactipes*, *Gymnogobius urotaenia*, *Rhinogobius* sp. and *Squalidus chankaensis biwae*, accounting for 98.3% of the total number of individuals. Seasonal changes in abundance and body size of each of the above species suggested that the profundal zone of Lake Kasumigaura is inhabited throughout almost the entire life history of some fishes (e.g., *S. microdon* and *H. nipponensis*), being a dispersal area for early life stages from spawning and nursery grounds in littoral and riverine habitats, as well as an overwintering habitat for other species.

**Keywords:** Fish assemblage, Inland-sea lake, Seasonal occurrence, Trawl net

- 
- 1) 茨城大学水圏環境フィールドステーション  
〒311-2402 茨城県潮来市大生 1375  
Water Environmental Field Station, Ibaraki University, 1375 Ohu, Itako, Ibaraki 311-2402, Japan
- 2) 茨城県水産試験場  
〒311-1203 茨城県ひたちなか市平磯町三ツ塚  
3551-8

Ibaraki Prefectural Fisheries Research Institute,  
3551-8 Mitsuduka, Hiraiso, Hitachinaka, Ibaraki  
311-1203, Japan  
\*連絡著者：神成田優花  
E-mail : yan.charu.uka42@gmail.com

## 1. はじめに

大規模湖沼における生物の生息場所は、岸近くの補償深度以浅の水域で大型水生植物(抽水植物、浮葉植物、沈水植物など)が生育しうる「沿岸帯」と、沖側に位置し補償深度より深い水域で大型水生植物が生育できない「沖帯」に大別される(日本陸水学会, 2006)。大規模湖沼の沿岸帯においては、様々な魚種の生態や魚類群集構造に関する研究が行われ、とくに、水生植物帯とその周辺に多種多様な魚類が出現し(平井, 1970; 碓井ら, 2014, 2015), この場所が魚類の摂餌場(HORINOUCHE *et al.*, 2008; USUI *et al.*, 2018)や繁殖・成育場(川前, 1991; 碓井ら, 2010; 百成ら, 2016), 捕食者からの避難場(YAMANAKA *et al.*, 2007; KANEKO *et al.*, 2019)として機能していることが示されてきた。一方、沖帯は沿岸帯と比べると構造的複雑性が小さく底層に暗闇が広がっているものの、水柱内に植物プランクトンや動物プランクトンが(HANAZATO and YASUNO, 1987; 長濱ら, 2020), また、湖底堆積物中にユスリカ類幼虫等の底生無脊椎動物が多く出現し(中里ら, 2005), そのような環境を生活史の一時期に利用する魚種にとって重要な生息場所となっている(NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985; POST *et al.*, 1995; 百成ら, 2016; 柴田ら, 2020)。

わが国の平野部に位置する大規模湖沼では、底曳き網や張網を主体とした漁業が盛んに営まれてきたが(石川, 2016), 近年、人為的な環境変化の影響によってその漁業資源量の減少傾向や不安定化が報告されている(MATSUZAKI and KADOYA, 2015)。このような状況下で漁業資源の持続的利用について検討する際、水産有用種のみならず他魚種も含めた魚類群集の季節変動や各種の出現パターンは重要な基礎情報であり、それらの詳細について把握しておくことが不可欠である。大規模湖沼の沖帯に出現する魚類には、沖帯で仔魚期から成魚期にかけての生活史の大半を過ごす種[例えば、ワカサギ *Hypomesus nipponensis* やシラウオ *Salangichthys microdon* (小沼, 1985), イサザ *Gymnogobius isaza* (酒井ら, 2002)], 沖帯で仔魚期を過ごし成長に伴って沿岸帯や流入河川へと生

息場所をシフトする種[例えば、ヨーロッパアンパーチ *Perca fluviatilis* (BYSTRÖM *et al.*, 2003) やヌマチチブ *Tridentiger brevispinis* (百成ら, 2016)], 沿岸帯で仔魚期を過ごし成長に伴って沖帯へ生息場所をシフトする種[例えば、ギンブナ *Carrasius* sp. (中村, 1969)], あるいは越冬時に沖帯底層を利用する種[例えば、コイ *Cyprinus carpio* (BAUER and SCHLOTT, 2004) やホンモロコ *Gnathopogon caeruleus* (中村, 1969)]など複数のタイプが認められている。しかしながら、国内の大規模湖沼の沖帯では仔魚群集の時空間的変動に関する知見はあるものの(NAGOSHI, 1982; 小沼, 1985; 柴田ら, 2020), より大型の稚魚から成魚を含む魚類群集の季節変動を調べ、各種の出現パターンの詳細について把握した事例は皆無である。

霞ヶ浦(西浦, 北浦, 外浪逆浦, 北利根川, 常陸川, 鰐川の各水域の総称)は、日本第2位の湖面積(220 km<sup>2</sup>)を有する海跡湖である。霞ヶ浦では沖帯においてワカサギやシラウオ、ハゼ類、エビ類などを対象とした底曳き網漁業が盛んに営まれており、全国有数の内水面漁業生産量を産出しているが、近年、その生産量は減少傾向にある(茨城県, 2020)。これまでに霞ヶ浦では、沿岸帯やその周辺の水路において水産有用種を含む魚類の群集構造の時空間的変動が詳細に調べられているほか(碓井ら, 2014, 2015; 猪狩ら, 2015, 2017), 沿岸帯から沖帯にかけての仔魚の季節的出現に関する情報も蓄積されているが(碓井ら, 2015; 柴田ら, 2020), 沖帯に出現する魚類の季節変動に関しては断片的な知見しかない(小沼ら, 1984)。

本研究では、わが国の海跡湖の沖帯における魚類群集構造に関する基礎的な情報を得るため、霞ヶ浦の沖帯において2年間にわたって底曳き網による魚類の定量採集を行い、総種数や総個体数、種組成、優占種各種の個体数や体長の季節変動を明らかにした。さらに、優占種各種については、沿岸帯やその周辺水域での生息状況に関する既存知見も加味し、魚類による沖帯の利用パターンの類型化を試みた。

## 2. 材料と方法

### 2.1 調査地点の設定

茨城県南東部に位置する西浦は、霞ヶ浦を構成する湖の一つであり、面積は172 km<sup>2</sup>、平均水深は4 m、最大深度は7 mである (Fig. 1)。かつて西浦は潮の干満の影響を受ける感潮湖であったが、1963年に治水や塩害防止のために外浪逆浦の下流側約13 kmの常陸川に建設された常陸川水門が1974年に完全閉鎖され、それ以降は淡水湖となっている。1971年から1995年には治水と利水のために霞ヶ浦総合開発事業が実施され、湖の周囲は人工護岸で築堤された (高村, 2009)。1970年代以降、富栄養化による水質汚濁が慢性化し、夏季に沖帯の底層では貧酸素水塊の発生も認められている (小松ら, 2010)。本研究では、西浦の沖帯における魚類の生息状況を網羅的に把握するため、N1 (高浜入りと呼ばれる入り江の大井戸沖で、水深約3.1–3.9 m)、N2 (土浦入りと呼ばれる入り江の木原沖で、水深約4.6–5.5 m)、およびN3 (湖心部で、水深約5.2–5.8 m) の3地点を調査地点に設定した (Fig. 1)。

### 2.2 魚類の採集と標本処理

沖帯での魚類群集の季節的な変動を調べるため、2014年1月から2015年12月にかけて月1回、上記の3地点の底層で、トロール網 [金属製ビーム (長さ5.5 m) によって網口を開く方式の底曳き網で、袖網の長さ約9 m、網丈約1 m、目合15 × 15 mm、袋網の長さ約11 m、入口から最後部の目合7.5 × 7.5 mm, 5 × 5 mm, 3 × 3 mm] で魚類を採集した。各調査日の午前中 (08:00–09:30) に、茨城県水産試験場内水面支場調査船「おとり」 (総重量3.4トン、全長9.3 m) で、このトロール網を時速約2.6 kmで10分間、各地点で1回ずつ曳網した。各曳網地点の魚類採集の終了時に、多項目水質計 Alec Memory PT10 (JFEアドバンテック社製) で湖底直上の水温と溶存酸素量を測定した。

採集物は船上で氷冷し、研究室に持ち帰った。研究室では採集物から魚類のみを選別し、種を同定した後、個体数を計数し、標準体長 (以下、体

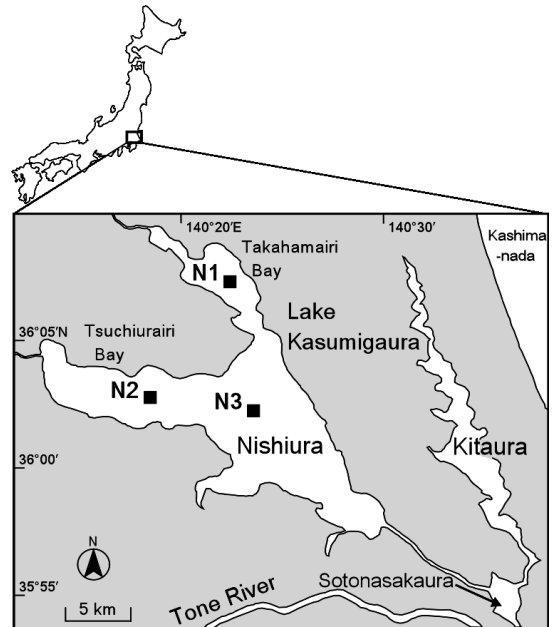


Fig. 1 Map showing the profundal zone study area in Lake Kasumigaura, Ibaraki Prefecture, eastern Japan. Solid squares, trawl net sampling stations from January 2014 to December 2015. N1, Takahamairi Bay; N2, Tsuchiurairi Bay; N3, the lake center.

長) を計測した。種の同定は主に沖山編 (2014) や中坊編 (2013)、百成ら (2012) に、また、魚種リストの科および種の配列、標準和名、学名は中坊編 (2013) に従った。ただし、従来、トウヨシノボリ *Rhinogobius* sp. OR (明仁ら, 2000) とされていた種については、本研究ではヨシノボリ属の一種 *Rhinogobius* sp. として扱った。また、ウグイ属 *Pseudaspius* とコウライギギ *Tachysurus fulvidraco* の学名については、それぞれ SAKAI *et al.* (2020) と NG and KOTTELAT (2007) に従った。体長については、各月各地点で各種につき約30個体までを上限とし、デジタルノギスを用いて0.1 mmの精度で計測した。本研究では採集個体の生殖腺の成熟状況を調べていないため、優占種各種の稚魚期と成魚期の境界値として、便宜的に生活史に関する既存文献で示されている最小成熟体長 (Table 1) を用いた。

**Table 1.** Number of individuals and standard length (SL) range of each fish species collected using a trawl net at three sites (N1-N3) in the profundal zone in Lake Nishiura from January 2014 to December 2015

Family	Species (code*)	No. of individuals				%	SL (mm)	MML (mm)**	Month
		N1	N2	N3	Total				
Anguillidae	<i>Anguilla japonica</i> (Aj)	0	0	3	3	+	345–560		5, 9
Cyprinidae	<i>Cyprinus carpio</i> (Cc)	90	85	125	300	2.0	17–474	250 <sup>a</sup>	1–12
	<i>Carassius cuvieri</i>	0	2	1	3	+	109–184		2, 12
	<i>Carassius</i> sp. (Cs)	166	116	58	340	2.3	20–276	120 <sup>b</sup>	1–12
	<i>Carassius buergeri</i> subsp. 2 (Cb)	37	13	5	55	0.4	42–215		1–5, 7–12
	<i>Acheilognathus macropterus</i>	3	12	3	18	0.1	42–82		2, 3, 5, 6, 12
	<i>Rhodeus ocellatus ocellatus</i>	2	0	0	2	+	21, 41		9, 11
	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	1	1	0	2	+	87, 113		9
	<i>Ischikauia steenackeri</i>	0	4	1	5	+	161–299		1–3, 11
	<i>Pseudaspius</i> sp.	1	1	2	4	+	95–108		3, 11
	<i>Pseudorasbora parva</i> (Pp)	99	30	45	174	1.2	15–89	45 <sup>c</sup>	1–12
	<i>Gnathopogon elongatus elongatus</i> (Ge)	458	132	65	655	4.4	15–72	51 <sup>d</sup>	1–12
	<i>Biwia zezera</i> (Bz)	11	2	5	18	0.1	55–65		1–3, 11, 12
	<i>Abbottina rivularis</i> (Ar)	48	4	12	64	0.4	16–97		1–3, 6–9, 11, 12
	<i>Hemibarbus barbus</i> (Hb)	2	27	19	48	0.3	70–303		1–3, 5, 7–12
	<i>Squalidus chankaensis biwae</i> (Sc)	4	38	42	84	0.6	23–87	60 <sup>d</sup>	1–3, 6, 11, 12
Cobitidae	<i>Misgurnus anguillicaudatus</i>	1	2	1	4	+	35–142		4, 7, 8
Bagridae	<i>Tachysurus fulvidraco</i>	1	0	0	1	+	82		4
Ictaluridae	<i>Ictalurus punctatus</i> (Ip)	144	198	250	592	4.0	12–426	332 <sup>e</sup>	1–12
Osmeridae	<i>Hypomesus nipponensis</i> (Hn)	467	788	413	1668	11.2	25–116	46 <sup>f</sup>	1–12
Salangidae	<i>Salangichthys microdon</i> (Sm)	764	1975	1541	4280	28.8	29–89	60 <sup>f</sup>	1–6, 8–12
Mugilidae	<i>Mugil cephalus cephalus</i>	0	0	5	5	+	183–209		3, 12
Hemiramphidae	<i>Hyporhamphus intermedius</i>	1	0	0	1	+	101		10
Lateolabracidae	<i>Lateolabrax japonicus</i>	1	0	1	2	+	146, 351		7, 9
Centrarchidae	<i>Lepomis macrochirus macrochirus</i>	7	0	2	9	+	24–142		3, 4, 11
Gobiidae	<i>Acanthogobius flavimanus</i>	2	1	1	4	+	24–33		7, 11
	<i>Acanthogobius lactipes</i> (Al)	60	34	91	185	1.2	13–54	35 <sup>d</sup>	1–12
	<i>Tridentiger brevispinis</i> (Tb)	2967	1182	1891	6040	40.7	15–64	35 <sup>e</sup>	1–12
	<i>Rhinogobius</i> sp. (Rs)	112	10	5	127	0.9	17–24	31 <sup>h</sup>	6, 7
	<i>Gymnogobius urotaenia</i> (Gu)	119	13	15	147	1.0	20–61	35 <sup>i</sup>	5–8
Total		5568	4670	4602	14840				

+ &lt; 0.1.

\* Species code shown in Fig. 5.

\*\*Minimum matured standard length (MML) cited from previous life history studies [a, Nakamura (1969); b, Kasugai (2003); c, Suzuki (1941); d, Miyaji et al. (1976); e, Endo et al. (2017); f, Ochiai and Tanaka (1986); g, Kaneko and Hanyu (1985); h, Kumakawa (2001); i, Takeuchi (1971)] for the 12 abundant species.

### 2.3 解析方法

本研究では魚類群集の地点間変動ではなく季節変動の把握が目的であるため、採集した魚類の種類と総個体数および各種の個体数は、3地点でのトロール網1曳網あたりの平均値で示した。魚類の種組成が月間でどの程度異なるのかを明らかに

するため、各月で採集された各種の個体数に基づいて類似度を求め、クラスター分析を行った。類似度には Bray-Curtis 指数 (PS<sub>2</sub>) を、クラスター連結には群平均法を用いた (小林, 1995)。

$$PS_2 = \sum \min (n_{iA}/N_A, n_{iB}/N_B) / 100$$

ここで、 $N_A = \sum n_{iA}$ ,  $N_B = \sum n_{iB}$ で、 $n_{iA}$ は A

月における種  $i$  の出現個体数,  $n_{iB}$  は B 月における種  $i$  の出現個体数を示し, 種組成が完全に異なる場合は  $PS_2 = 0$ , 全く同一の場合は  $PS_2 = 100$  となる (小林, 1995)。なお, 各月に採集された魚類の個体数は種ごとに大きく異なり, 類似度が個体数の多い種の影響を受けやすい。そこで, 個体数の少ない種の貢献度を高めるために, 各データを対数変換  $[\log_{10}(x+1)]$  してから類似度を求めた。クラスター分析によって分かれたグループの間で, 種組成の類似性の程度を検討するために, Analysis of similarity (ANOSIM) を行った。また, その種組成の違いに大きく寄与した種を評価するために, Similarity percentage analysis (SIMPER 分析) を行った。これらの多変量解析には, 統計ソフト PRIMER ver. 7 を使用した。

### 3. 結果

#### 3.1 水温と溶存酸素量

調査期間中の沖帯 3 地点における水温と溶存酸素量の平均値の経月変化を Fig. 2 に示した。水温の平均値は, 2014 年と 2015 年ともに, 1-2 月には約 4-6°C であったが (最低は 2014 年 1 月の 4.2°C), 3 月から 5 月にかけて約 10°C から 21°C へと徐々に上昇し, 6-8 月には約 24-28°C に達した (最高は 2015 年 8 月の 28.1°C)。その後, 9 月から 12 月にかけて徐々に下降した。このような水温の季節変動に基づいて, 以下では 3-5 月を春季, 6-8 月を夏季, 9-11 月を秋季, 12-2 月を冬季として扱う。溶存酸素量の平均値は, 概ね水温と逆相関の傾向が認められ, 冬季に約 12-18 mg/L と高く (最高は 2014 年 1 月の 18.2 mg/L), 夏季に約 4-7 mg/L と低かった (最低は 2014 年 8 月の 3.9 mg/L)。

#### 3.2 出現魚種の概要

調査期間を通して採集された魚類は 12 科 30 種の計 14,840 個体であった (Table 1)。科別の種数はコイ科が 15 種と最も多く, 次いでハゼ科の 5 種で, 残りの 10 科では 1 種であった。科別の個体数はハゼ科が 6,503 個体と最も多く (全体の 43.8%), 次いでシラウオ科 (4,280 個体, 28.8%),

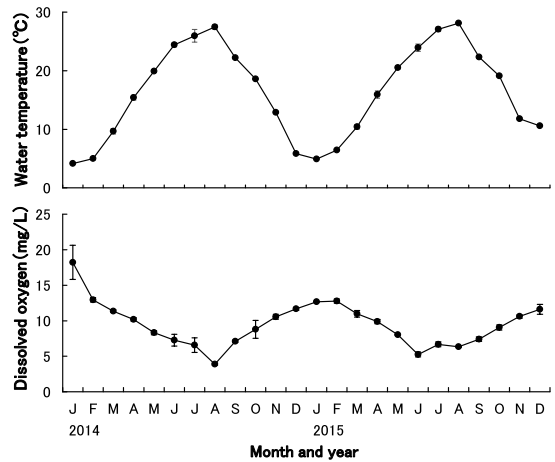


Fig. 2 Monthly changes in mean water temperature and dissolved oxygen in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Vertical lines indicate standard deviations.

キュウリウオ科 (1,668 個体, 11.2%) が多かった。最も優占した種はスマチチブで全採集個体数の 40.7% を占め, 次いでシラウオ (28.8%), ワカサギ (11.2%), タモロコ *Gnathopogon elongatus elongatus* (4.4%), チャネルキャットフィッシュ *Ictalurus punctatus* (4.0%), ギンブナ (2.3%), コイ (2.0%), アシシロハゼ *Acanthogobius lactipes* (1.2%), モツゴ *Pseudorasbora parva* (1.2%), ウキゴリ *Gymnogobius urotaenia* (1.0%), ヨシノボリ属の一種 (0.9%), スゴモロコ *Squalidus chankaensis biwae* (0.6%) であった (Table 1)。これら 12 種で全採集個体数の 98% 以上を占めていた。

地点別の総種数と総個体数は, N1 で 10 科 26 種の 5,568 個体, N2 で 6 科 23 種の 4,670 個体, N3 で 10 科 26 種の 4,602 個体であり, 地点間で顕著に異なる傾向は認められなかった (Table 1)。優占種各種についてみると, ギンブナ, モツゴ, タモロコ, ヨシノボリ属の一種およびウキゴリでは水深がやや浅い N1 で多い傾向, 逆に, シラウオでは水深がより深い N2 と N3 で多い傾向はみられたが, いずれの種も全地点で出現していた。

出現期間についてみると, コイ, ギンブナ, モツゴ, タモロコ, チャネルキャットフィッシュ,

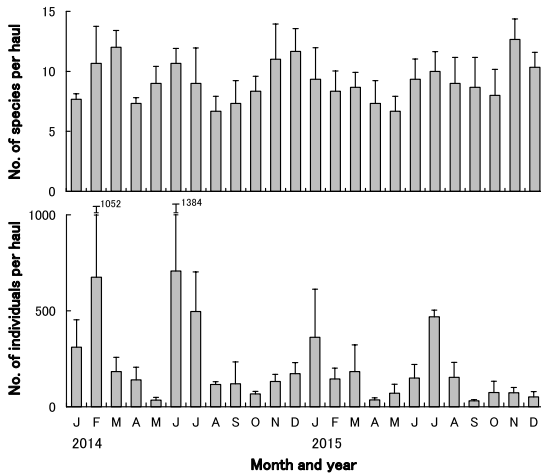


Fig. 3 Monthly changes in mean numbers of fish individuals per haul ( $n = 3$ ) and species per haul ( $n = 3$ ) in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Vertical lines indicate standard deviations.

ワカサギ, アシシロハゼ, ヌマチチブの8種は年間を通して出現し, キンプナ *Carassius buergeri* subsp. 2 とシラウオも11か月とほぼ周年出現した (Table 1)。また, ツチフキ *Abbottina rivularis*, ニゴイ *Hemibarbus barbus*, スゴモロコの3種は6か月以上と比較的長く出現した。一方, オオタナゴ *Acheilognathus macropterus*, ワタカ *Ischikauia steenackeri*, ゼゼラ *Biwia zezera*, ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus*, ブルーギル *Lepomis macrochirus macrochirus*, ウキゴリの6種は3か月から5か月の出現にとどまり, ニホンウナギ *Anguilla japonica* やクルメサヨリ *Hyporhamphus intermedius* などを含む残りの11種では1か月または2か月しか出現しなかった。

### 3.3 種数と総個体数

調査期間中の沖帯3地点における1曳網あたりの平均種数と平均総個体数の経月変化を Fig. 3 に示した。平均種数は6.7–12.7種/網の範囲で推移した。2014年2月, 3月, 6月, 11月, 12月, 2015年7月, 11月, 12月に10種以上と多く, 2014年8月と2015年5月に最少 (6.7種/網) を

記録したが, 季節的な変動の傾向はあまり明瞭ではなかった。平均総個体数は30.7–707.3個体/網の範囲で大きく変動し, とくに, 冬季 (2014年2月と2015年1月) と夏季 (2014年6–7月と2015年7月) に400個体/網以上と多かった。

### 3.4 優占種の個体数と体長の経月変化

調査期間中の沖帯3地点における優占種12種の1曳網あたりの個体数密度と体長の経月変化を Fig. 4 に示した。以下では, 優占種各種の季節的な出現パターンについて概説していく。まず, ワカサギとシラウオは主に冬季から早春にかけて出現した。ワカサギは2014年1–3月と2014年12月–2015年1月に, また, シラウオは2014年1–2月と2015年1–3月に出現盛期がみられ, これらの期間には主に成魚 (ワカサギで体長46 mm以上, シラウオで体長60 mm以上) が採集された。両種は春季もしくは夏季から晩秋にかけて成長する傾向がみられた。スゴモロコは両年ともに主に冬季に出現し, 2014年は1–3月と2014年12月–2015年2月に出現盛期がみられ, これらの期間には稚魚 (体長60 mm未満) から成魚 (体長60 mm以上) が出現した。ウキゴリは春季から夏季にのみ出現し, 年によって個体数密度が異なる傾向はみられるものの, 両年とも5月に体長35 mm未満の稚魚が多く採集された。

コイとギンプナ, ヌマチチブ, ヨシノボリ属の一種は両年ともに主に夏季に出現した。コイは2014年6月と2015年6–8月に, また, ギンプナは2014年7–8月と2015年8月に出現盛期がみられた。これらの期間にコイでは主に稚魚 (体長250 mm未満) が出現し, 夏季から秋季にかけて徐々に成長する傾向がみられた。一方, ギンプナでは稚魚 (体長120 mm未満) から成魚 (体長120 mm以上) が出現し, コイと比べると, 夏季から秋季にかけての成長の傾向は明瞭ではなかった。ヌマチチブは2014年6–7月と2015年7月に出現盛期がみられ, 主に稚魚 (体長35 mm未満) が出現した。本種についてはほぼ周年にわたって稚魚がみられ, 成長の傾向は認められなかった。ヨシノボリ属の一種は両年ともに6月と7月のみ

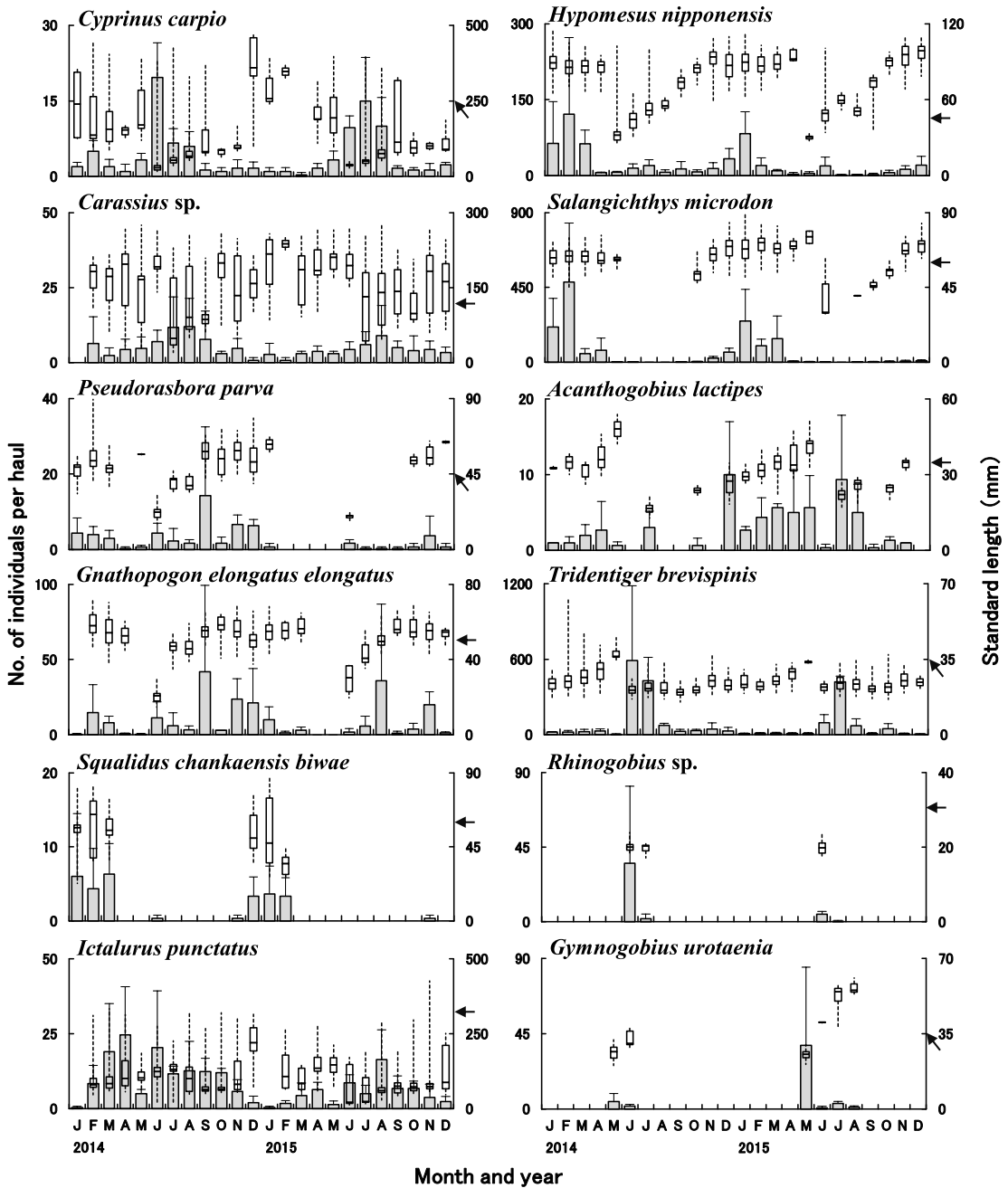


Fig. 4 Monthly changes in standard length and mean number of individuals per haul ( $n = 3$ ) for each of the twelve most abundant fish species collected in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. Box and whisker plots show the median (middle line), first quartile (bottom of box), third quartile (top of box), and minimum and maximum standard lengths (whiskers). Vertical lines of the number of individuals show standard deviations. Each arrow indicates minimum matured standard length (MML) (see Table 1).

に稚魚（体長 31 mm 未満）だけが出現した。

モツゴとタモロコは主に夏季から初冬にかけて出現した。モツゴは 2014 年 9 月と 11-12 月に出現盛期がみられたが、2015 年では年間を通して低い値（3.7 個体 / 網以下）で変動した。タモロコについては 2014 年にはモツゴとよく似た出現パターンであったが、2015 年には 8 月と 11 月に出現盛期がみられた。これらの期間には両種は主に成魚（モツゴで体長 45 mm 以上、タモロコで体長 51 mm 以上）が採集された。なお、両種は夏季に成長する傾向がみられたものの、稚魚はほとんど採集されなかった。

チャネルキャットフィッシュは春季から秋季にかけて多く、冬季には減少する傾向がみられた。2014 年は 4 月と 6 月に、2015 年は 8 月に出現盛期がみられ、これらの期間には主に稚魚（体長 332 mm 未満）が出現し、その後、晩秋（11 月）にかけて各月の最小個体が徐々に大きくなる傾向がみられた。アシシロハゼについては、2014 年 12 月と 2015 年 2-5 月および 7-8 月に多い傾向がみられたが、その出現に明瞭な季節性は認められなかった。これらの期間には稚魚（体長 35 mm 未満）から成魚（体長 35 mm 以上）が採集された。

### 3.5 クラスタ分析による群集の分類

調査期間中の各月の沖帯における魚類群集に対してクラスタ分析を行ったところ、類似度 65% で季節的にまとまる 3 つのグループ（A-C）に分けられた（Fig. 5）。ANOSIM の結果においても、各グループは有意に異なる種組成を示していることが明らかになった（Global  $R = 0.757$ ,  $P < 0.001$ ）。グループ A は両年 6-8 月と 2014 年 9 月の夏季と初秋で構成され（Fig. 5a）、SIMPER 分析の結果、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ、チャネルキャットフィッシュ、ギンブナ、コイ、ワカサギであった（Fig. 5b, Table 2）。一方、グループ B は両年 1 月、2 月、11 月、12 月と 2014 年 3 月の晩秋・冬季・初春で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はシラウオ、ワカサギ、ヌマチチブ、タモロコ、

コイ、チャネルキャットフィッシュ、モツゴであった。グループ C は両年 4 月、5 月、10 月と 2015 年 3 月と 9 月の春季と秋季で構成され、このグループの形成に大きく寄与した種はヌマチチブ、チャネルキャットフィッシュ、ワカサギ、ギンブナ、シラウオであった。このような表徴種の種構成から、グループ C は、夏季主体のグループ A と冬季主体のグループ B の移行段階にある群集とみなされた。

## 4. 考察

### 4.1 沖帯に出現する魚類

本調査期間中に霞ヶ浦（西浦）の沖帯で採集された魚類は、科別の種数ではコイ科が 15 種と最も多く、次いでハゼ科（5 種）が多かった。また、科別の個体数ではハゼ科（主にヌマチチブ、アシシロハゼ、ウキゴリ、ヨシノボリ属の一種）が最も多く（全採集個体数の 43.8%）、次いで、シラウオ科（シラウオ 1 種のみ、28.8%）が多かった。淡水湖沼でコイ科魚類の種数が多いことは、ヨーロッパや中国の大規模湖沼のほか（REYJOL *et al.*, 2005; HU *et al.*, 2014）、日本各地の淡水湖沼でも確認されている（中村・杉浦, 1998; 大森ら, 2018）。また、湖沼の沖帯におけるハゼ科魚類の優占的な出現は、アメリカ合衆国のヒューロン湖（RILEY *et al.*, 2008）のほか、1980 年代の霞ヶ浦（西浦・北浦）でも確認されている（小沼ら, 1984; 小沼, 1985）。なお、1974 年の常陸川水門の完全閉鎖以降、霞ヶ浦は淡水湖となっているものの、湖内で汽水魚のシラウオやアシシロハゼが再生産しており（野内, 2006; 柴田ら, 2020）、両種が沖帯の優占種に含まれることは本湖の成因が海跡湖であることと関連付けられる。

1990 年代の霞ヶ浦での網羅的な魚類相調査で記録された 56 魚種のうち（浜田ら, 1998）、本研究ではその半数以上に及ぶ 30 種が確認された。これらの種のなかには、水産有用種のワカサギやシラウオ、ヌマチチブ（富永ら, 2013）のほかに、環境省のレッドリストで絶滅危惧種に選定されているニホンウナギやキンブナが含まれていた。一方で、外来生物法（特定外来生物による生態系等



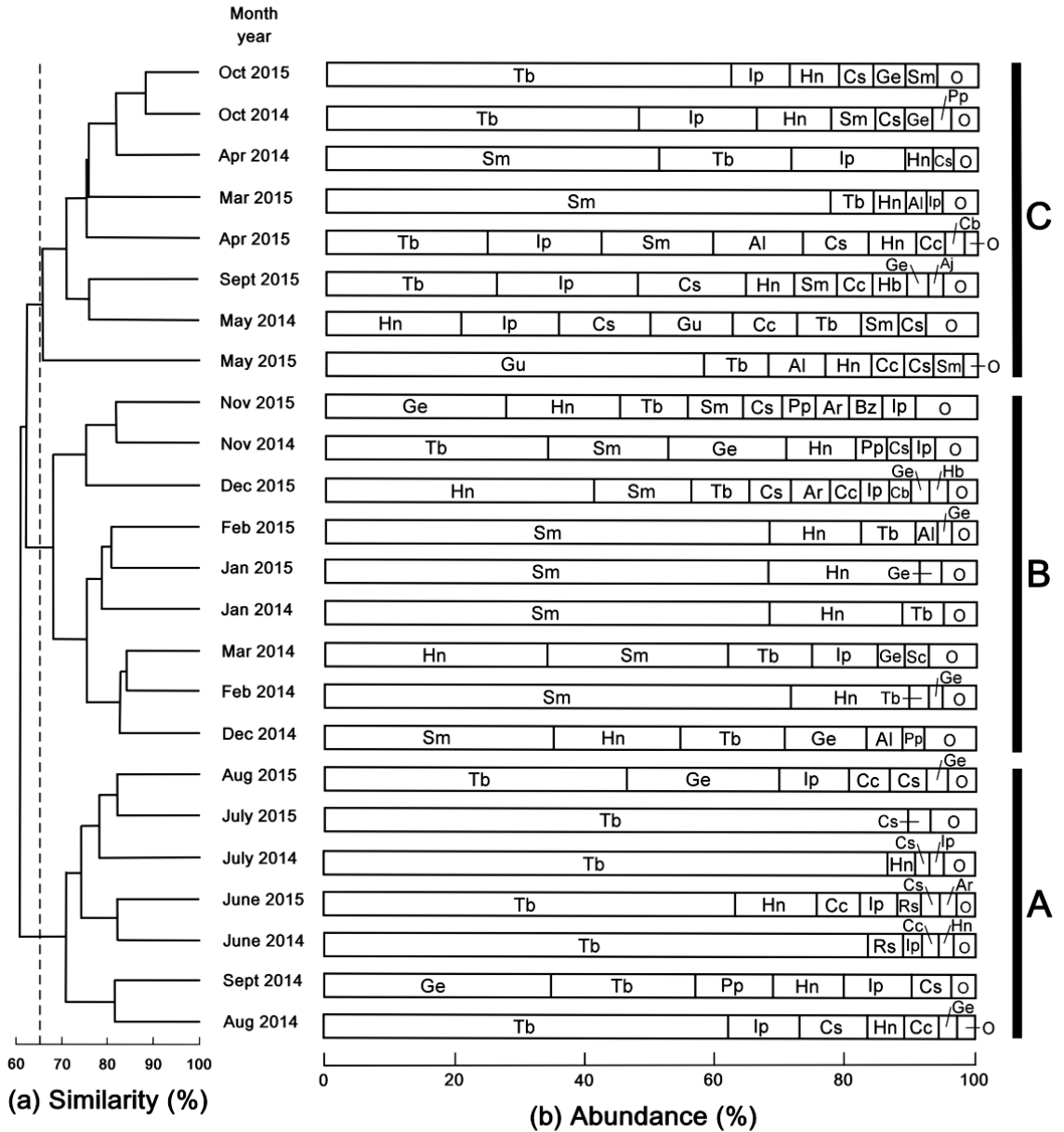


Fig. 5 (a) Dendrogram obtained from cluster analysis based on the number of individuals of each species collected in the profundal zone in Lake Kasumigaura during the study period. The assemblage was divided into three groups (A, B and C) at a similarity index level of 65%. (b) Percentage abundance of each fish species in each month. Species abbreviations given in Table 1. O indicates fish species comprising less than 2% of total abundance in each month.

Table 2. Results of similarity percentage analysis showing key species contributions to within group similarity in each group (A, B and C, see Fig. 5)

Species	Mean number of individuals per haul	Contribution (%)
Group A		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	243.2	22.6
<i>Ictalurus punctatus</i>	12.4	14.0
<i>Carassius</i> sp.	8.2	12.7
<i>Cyprinus carpio</i>	9.8	11.5
<i>Hypomesus nipponensis</i>	11.1	11.2
Group B		
<i>Salangichthys microdon</i>	132.2	17.0
<i>Hypomesus nipponensis</i>	48.1	16.8
<i>Tridentiger brevispinis</i>	18.4	13.4
<i>Gnathopogon elongatus elongatus</i>	11.2	8.5
<i>Cyprinus carpio</i>	2.0	6.4
<i>Ictalurus punctatus</i>	4.8	6.0
<i>Pseudorasbora parva</i>	3.3	5.4
Group C		
<i>Tridentiger brevispinis</i>	18.2	18.0
<i>Ictalurus punctatus</i>	8.4	14.5
<i>Hypomesus nipponensis</i>	5.6	14.3
<i>Carassius</i> sp.	3.8	13.6
<i>Salangichthys microdon</i>	29.3	13.4

に係る被害の防止に関する法律)で特定外来生物に指定されている種(北アメリカ原産のチャネルキャットフィッシュやブルーギル、中国原産のオオタナゴやコウライギギ)と生態系被害防止外来種リストで総合対策外来種に選定されている種(中国原産のタイリクバラタナゴやハクレン)からなる国外外来種6種、琵琶湖から移植されたゲンゴロウブナやワタカ、ゼゼラ、ツチフキ、スゴモロコと西日本から移植されたタモロコの国内外来種6種が確認された。霞ヶ浦の沿岸帯ではチャネルキャットフィッシュが水産有用種や絶滅危惧種を含む在来種に捕食影響をもたらしており(MATSUZAKI *et al.*, 2011; 遠藤ら, 2015)、霞ヶ浦の沖帯においても、これらの外来種が捕食や競争を通じて在来種に何らかの影響を及ぼしている可能性が示唆される。

#### 4.2 沖帯における魚類群集の季節変動

調査期間中の霞ヶ浦の沖帯において、一曳網あ

たりの平均種数は6.7-12.7種/網の範囲で推移し、季節的な変動の傾向は明瞭ではなかったが、一曳網あたりの平均個体数は30.7-707.3個体/網の範囲で大きく変動し、とくに冬季と夏季に多い傾向が認められた。一方で、霞ヶ浦(北浦)のヨシ帯で2年間にわたって実施された小型地曳網調査では、平均種数と平均個体数は4月から8月にかけて多く(6月が最多)、9月以降は減少傾向となり、12月から3月にはほとんど採集されなくなることが示されている(碓井ら, 2015)。このような種数と個体数の明瞭な季節変動は、ヨシ帯では水温が上昇する春季から夏季にかけて様々な魚種が繁殖や成長のために来遊し、水温が低下する秋季から冬季にかけて多くの種が他の生息場所へと散逸することに起因している(碓井ら, 2015)。本研究において主に夏季に沖帯で優占的に出現した魚種の体長の中央値は概ね稚魚サイズであり(2015年のギンブナを除く)、それらのほとんどの種が春季から夏季にかけてヨシ帯を含む沿岸帯や

流入河川で繁殖することから [例えば、コイやギンブナ (川前, 1991), モツゴやタモロコ (中村, 1969), ヌマチチブ (KANeko and HANYU, 1985), ヨシノボリ属の一種やウキゴリ, アシシロハゼ (増子, 2007)], 夏季の沖帯では他の生息場所で孵化した後に分散してきたか, ある程度成長してから散逸してきた個体が多く生息していると考えられる。また, 沖帯での冬季の個体数のピークには, 沖帯でこの時期に産卵前の期間を過ごすワカサギやシラウオ (野内, 2006) のほかに, 沖帯を越冬の場としても利用している魚種 [例えば, コイ (BAUER and SCHLOTT, 2004), ギンブナやスゴモロコ (中村, 1969), チャネルキャットフィッシュ (半澤・荒山, 2007)] が含まれていると考えられる。

各月の沖帯の魚類群集に対してクラスター分析を行ったところ, 夏季主体のグループと冬季主体のグループに加え, 季節の移行段階にあるグループの3つに分けられた。夏季主体と冬季主体のグループ間で, SIMPER 解析によって表徴種となった優占種8種 (ヌマチチブ, チャネルキャットフィッシュ, コイ, ワカサギ, ギンブナ, シラウオ, タモロコ, モツゴ) を比較すると, 前4種は両グループで重複しており, また, 後4種のうちギンブナが夏季主体のグループを, シラウオとタモロコおよびモツゴが冬季主体のグループを表徴していたものの, いずれの種もどちらの季節でも出現していた。すなわち, グループ間で優占種が劇的に変化するわけではなく, 年間を通してみた場合の各種の出現量の多寡によって季節間での魚類群集の差異が生じていると考えられた。なお, 霞ヶ浦 (北浦) のヨシ帯では早春と晩秋に種組成が劇的に変化し, 冬季を中心とした魚類群集では出現個体数の大部分をシラウオとアシシロハゼが占めており, 種の多様性が低くなるという特徴が示されており (碓井ら, 2015), この点は沖帯との大きな違いである。

#### 4.3 優占種による沖帯の利用パターン

本研究の優占種12種は, 沖帯における出現期間や体長の情報に基づいて, 周年滞在型 (沖帯にほぼ周年にわたって出現するもの) と一時的滞在

型 (沖帯には特定の季節にのみ出現するもの) に分けられた。以下では, 産卵場所や育成場の情報とともに, 優占種各種による沖帯の利用パターンを類型化する。

周年滞在型には, ワカサギとシラウオ (沖帯には主に冬季から早春に出現), コイとギンブナ (主に夏季に出現), モツゴとタモロコ (主に夏季から初冬に出現), ヌマチチブ (主に夏季に出現), アシシロハゼ (季節的な変動傾向は不明瞭), チャネルキャットフィッシュ (主に春季から秋季に出現) の9種が含まれた。霞ヶ浦において, ワカサギは流入河川の下流域や沿岸帯の砂底で, また, シラウオは沿岸帯の砂底で冬季から早春に産卵する (加瀬林・中野, 1961; 富永, 2009)。さらに, 両種の仔稚魚は湖内の沿岸帯から沖帯にかけて広く分布し (野内, 2006; 柴田ら, 2020), そこに滞在して成長し冬季には満一年で成魚となる (碓井ら, 2015)。本研究においても両種が晩秋にかけて成長する傾向がみられ, 冬季には成魚サイズが多く採集された。なお, 本研究でシラウオの小型個体があり採集されなかったのは, その体形が細長く, トロール網の目合 (約3 mm) で十分に採集できなかったためであると推察される。したがって, 霞ヶ浦の沖帯において両種は繁殖時以外の生活史のほぼすべてを過ごしているとみなされる。コイとギンブナは春季に流入河川や水路, 沿岸帯の水生植物帯に産卵し, 仔稚魚期も水生植物帯の周辺で過ごす (川前, 1991; 荒山・富永, 2009)。コイは成長に伴って湖内の広範囲へと散逸し (中谷・根本, 2011), また, ギンブナは春季から夏季にかけて浅所に分布するが (中村, 1969), 両種ともに越冬のために深所へと移動することが知られている (中村, 1969; BAUER and SCHLOTT, 2004)。本研究では, 水生植物帯である程度成長した後の稚魚が, 沖帯へと移動し夏季に多く採集されたと考えられる。なお, 沖帯では冬季に両種の個体数が少ない傾向がみられたため, 越冬場所は一部の深所に限定されている可能性もある。モツゴとタモロコは, 春季から夏季にかけて岸際の植物体の枝や茎, 根に産卵する (中村, 1969)。両種の仔稚魚は水生植物や水中にある枯れ枝の周辺に群れる

習性があるが(中村, 1969; 碓井ら, 2014), 仔魚が沖帯で採集されることは極めて稀で, 沖帯には発育初期にはほとんど分散しない(柴田ら, 2020)。本研究では沖帯において主に夏季から初冬に両種の成魚が出現しており, この時期までに植物帯周辺で成長した個体もしくは繁殖を終えた成魚が沖帯へ移動し採集されたものと考えられる。両種は厳冬期(1月や2月)の日中には沖帯でも岸際の植物帯でもほとんど採集されないことから(碓井ら, 2015; 本研究), 越冬時に沖帯に滞在するののかについては不明である。ハゼ科2種のうち, ヌマチチブは春季から夏季に流入河川の下流域や湖岸の石の下に(KANEKO and HANYU, 1985), アシシロハゼは夏季に湖岸の石や貝殻の下に産卵し(道津, 1959; 増子, 2007), 両種の仔魚は沖帯へと分散する(柴田ら, 2020)。その後, 両種の稚魚は沿岸帯から沖帯まで広く分布するが(小沼, 1983; 碓井ら, 2015; 柴田ら, 2020), ヌマチチブの稚魚については, 主に夏季に沖帯から沿岸帯で着底した後, 成長に伴って沖帯から沿岸帯へと生息場所をシフトする傾向があり(百成ら, 2016), その後はヨシ帯周辺に滞在して成長するものと河川へと遡上して成長するものが認められている(増子, 2007; 豊田ら, 2015)。チャンネルキャットフィッシュについては, 霞ヶ浦での産卵場所は特定されていないが, 産卵期の雄成魚の分布から水深約3mの湖底傾斜地や船溜まり付近の消波堤で産卵すると考えられている(荒山, 2015)。稚魚は夜間の沿岸帯では石積み離岸堤付近で多く出現するほか(山崎ら, 2019), 原産地の大規模河川では水深4m未満で, ゆるやかな流れのある場所に多く分布している(LOVE *et al.*, 2017)。また, 冬季には越冬のために深所へ移動する可能性も示唆されている(半澤・荒山, 2007)。本研究では, 初夏から晩秋にかけて各月の最小個体が徐々に大きくなり, 沖帯でも稚魚が成長する傾向が認められた。ただし, コイと同様に厳冬期には採集される個体数が少なくなる傾向がみられ, 越冬場所は特定の深い場所(荒山・岩崎, 2012)などに限定されている可能性がある。

一時的滞在型には, ウキゴリ(沖帯には春季か

ら夏季にのみ出現), ヨシノボリ属の一種(主に6月に出現), スゴモロコ(主に冬季に出現)の3種が含まれた。ウキゴリは春季に河川下流域や沿岸帯の石の下や二枚貝の貝殻に(竹内, 1971), また, ヨシノボリ属の一種は初夏に河川中下流域の礫の下に産卵する(増子, 2007)。両種の仔魚は沖帯を含む湖内で浮遊生活を送り(柴田ら, 2020), 稚魚になると接岸し, ヨシ帯などに滞在した後に河川を遡上する(百成ら, 2012; 碓井ら, 2015; 豊田ら, 2015)。したがって, 本研究において, 両種の稚魚が沖帯で短期間だけ採集されたのは, 浮遊生活期終盤の一時的な滞在であると推察される。スゴモロコは春季から夏季に接岸し, 河川下流域や沿岸帯の砂泥底に産卵するが(中村, 1969), 仔稚魚期の生態についてはよくわかっていない。琵琶湖では冬季に水深40m以浅のやや深所へ移動することが知られており(中村, 1969), 本研究では冬季に水深がやや深い地点(N2とN3)で多く出現していたことから, 越冬のために沖帯を利用しているものと考えられる。

以上に示したように, 霞ヶ浦の沖帯で優占する魚種の出現には, 明瞭な季節性が認められた。また, 沖帯に出現する魚類はほぼ周年滞在する種と一時的に滞在する種に分けられ, さらに, 優占種による沖帯の利用パターンは, 生活史のほぼすべてを沖帯で過ごすもの, 沿岸帯で成長した後に沖帯を利用するもの, 発育初期の浮遊生活で沖帯を利用するもの, 越冬時に利用するものなど多岐にわたることが判明した。沖帯に出現する魚類には, 水産有用種や絶滅危惧種も含まれていたことから, 今後, 漁業資源の持続的利用や生物多様性の保全の観点から, 各種の出現量の季節的・空間的変動と物理的・生物的環境要因との関係をさらに詳細に調査していくことが望まれる。

## 謝辞

本研究を行うにあたり, 霞ヶ浦漁業協同組合の方々には, 採集調査に同意していただいた。本稿の執筆に際して有益な御助言を賜った茨城県農林水産部水産振興課の所 史隆氏と匿名の2名の査読者, 英文を校閲していただいた Graham S.

Hardy 氏に心より御礼申し上げる。

### 引用文献

- 明仁, 坂本勝一, 池田祐二, 岩田明久 (2000): ハゼ亜目. 日本産魚類検索 全種の同定 第2版 (中坊徹次編), 東海大学出版会, 東京, p.1139-1310.
- 荒山和則 (2015): 霞ヶ浦における近年の外來種問題—チャンネルキャットフィッシュの現状—. 水環境学会誌, **38** (A), 56-60.
- 荒山和則, 岩崎 順 (2012): 霞ヶ浦における近年の外來魚問題—チャンネルキャットフィッシュの現状と駆除—. 日水誌, **78**, 761-764.
- 荒山和則, 富永 敦 (2009): 霞ヶ浦の湖岸と周辺の堤脚水路におけるフナ仔稚魚の出現. 茨城県内水面水産試験場研究報告, **42**, 1-7.
- BAUER, C. and G. SCHLOTT (2004): Overwintering of farmed common carp (*Cyprinus carpio* L.) in the ponds of a central European aquaculture facility—measurement of activity by radio telemetry. *Aquaculture*, **241**, 301-317.
- BYSTRÖM, P., L. PERSSON, E. WAHLSTRÖM and E. WESTMAN (2003): Size- and density-dependent habitat use in predators: consequences for habitat shifts in young fish. *J. Anim. Ecol.*, **72**, 156-168.
- 道津喜衛 (1959): アシシロハゼの生態・生活史. 長崎大学水産学部研究報告, **8**, 196-201.
- 遠藤友樹, 金子誠也, 猪狩健太, 加納光樹, 中里亮治, 亀井涼平, 碓井星二, 百成 渉 (2015): 茨城県北浦の沿岸帯におけるチャンネルキャットフィッシュの摂餌特性. 水産増殖, **63**, 49-58.
- 遠藤友樹, 加納光樹, 所 史隆, 荒井将人, 片山知史 (2017): 茨城県北浦におけるチャンネルキャットフィッシュの年齢と成長. 日水誌, **83**, 18-24.
- 浜田篤信, 春日清一, 久保田次郎 (1998): 霞ヶ浦・北浦の魚類. ミュージアムパーク茨城県自然博物館 (編) 茨城県自然博物館第1次総合調査報告書, ミュージアムパーク茨城県自然博物館, 坂東, p. 227-235.
- HANAZATO, T. and M. YASUNO (1987): Characteristics of biomass and production of cladoceran zooplankton in Lake Kasumigaura, Japan. *J. Limnol.*, **48**, 45-57.
- 半澤浩美, 荒山和則 (2007): 霞ヶ浦における外來魚チャンネルキャットフィッシュの季節的分布様式. 水産増殖, **55**, 515-520.
- 平井賢一 (1970): びわ湖の水性植物帯における仔稚魚の生態: I 仔稚魚の生活場所について. 金沢大学教育学部紀要 (自然科学編), **19**, 93-105.
- HORINOUCI, M., G. KUME, A. YAMAGUCHI, K. TODA and K. KURATA (2008): Food habits of small fishes in a common reed *Phragmites australis* belt in Lake Shinji, Shimane, Japan. *Ichthyol. Res.*, **55**, 207-217.
- HU, Z., S. WANG, H. WU, Q. CHEN, R. RUAN, L. CHEN and Q. LIU (2014): Temporal and spatial variation of fish assemblages in Dianshan Lake, Shanghai, China. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, **32**, 799-809.
- 百成 渉, 柴田真生, 加納光樹, 金子誠也, 碓井星二, 佐野光彦 (2016): 茨城県北浦の沖帯から沿岸帯におけるヌマチチブ仔稚魚の生息場所利用と食性. 日水誌, **82**, 2-11.
- 百成 渉, 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則 (2012): 茨城県北浦のヨシ帯で採集されたハゼ科2種の仔稚魚の形態と季節的出現. 日本生物地理学会会報, **67**, 121-131.
- 茨城県 (2020): 令和2年度 霞ヶ浦北浦の水産. 茨城県霞ヶ浦北浦水産事務所, 土浦, 43 pp.
- 猪狩健太, 遠藤友樹, 金子誠也, 碓井星二, 荒山和則, 加納光樹 (2017): 茨城県北浦の堤脚水路における魚類群集構造の季節と場所による差異. 水産増殖, **65**, 377-386.
- 猪狩健太, 遠藤友樹, 金子誠也, 碓井星二, 加納光樹 (2015): 茨城県北浦のヨシ帯において小型定置網で採集された魚類の季節変動. 日本生物地理学会会報, **70**, 1-10.
- 石川智士 (2016): 漁業技術. 水産海洋ハンドブック 第3版 (竹内俊郎, 中田英昭, 和田時夫, 上田宏, 有元貴文, 渡部終五, 中前 明, 橋本 牧編), 生物研究社, 東京, p. 292-293.
- KANEKO, T. and I. HANYU (1985): Annual reproductive cycle of the chichibu-goby *Tridentiger obscurus*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **51**, 1645-1650.
- KANEKO, S., K. KANOU and M. SANO (2019): Comparison of predation risks for small fishes in salt marsh microhabitats in Lake Hinuma, eastern Japan, using tethering experiments. *Fish. Sci.*, **85**, 457-463.
- 加瀬林成夫, 中野 勇 (1961): 霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究VI. 茨城県霞ヶ浦北浦水

- 産事務所調査研究報告, 6, 1-64.
- 春日井 潔 (2003): ギンブナ. 漁業生物図鑑 新北のさかなたち (上田吉幸, 前田圭司, 嶋田 宏, 鷺見達也編), 北海道新聞社, 札幌, p. 76-79.
- 川前政幸 (1991): フナ, コイの産卵場としての水生植物帯の機能について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, 27, 135-166.
- 小林四郎 (1995): 生物群集の多変量解析. 蒼樹書房, 東京, 194 pp.
- 小松伸行, 石井裕一, 北村立実, 渡邊圭司, 本間隆満, 北澤大輔 (2010): 霞ヶ浦における貧酸素水塊の観測と解析. 水工学論文集, 54, 1399-1404.
- 熊川真二 (2001): 諏訪湖およびその周辺水域におけるハゼ科魚類の性成熟と諏訪湖における仔稚魚の浮遊行動. 長野県水産試験場研究報告, 5, 25-30.
- LOVE, S. A., Q. E. PHELPS, S. J. TRIPP and D. P. HERZOG (2017): The importance of shallow-low velocity habitats to juvenile fish in the middle Mississippi River. *River Res. Applic.*, 33, 321-327.
- 増子勝男 (2007): ハゼ亜目. 平成調査一新・霞ヶ浦の魚たち (萩原富司, 熊谷正裕編), 霞ヶ浦市民協会, 土浦, 92-101.
- MATSUZAKI, S. S. and T. KADOYA (2015): Trends and stability of inland fishery resources in Japanese lakes: introduction of exotic piscivores as a driver. *Ecol. Appl.*, 25, 1420-1432.
- Matsuzaki, S. S., N. Takamura, K. Arayama, A. Tomimaga, J. Iwasaki and I. Washitani (2011): Potential impacts of non-native channel catfish on commercially important species in a Japanese lake, as inferred from long-term monitoring data. *Aquat. Conserv.*, 21, 348-358.
- 宮地傳三郎, 川那部浩哉, 水野信彦 (1976): 原色日本淡水魚類図鑑 全改訂新版. 保育社, 大阪, 462 pp.
- 長濱祐美, 福島武彦, 大内孝雄, 湯澤美由紀 (2020): 2005年から2009年の霞ヶ浦全域における植物プランクトン群集. *陸水学雑誌*, 81, 167-178.
- NAGOSHI, M. (1982): Diel vertical migration of zooplankters and fish larvae in Lake Biwa. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 9, 1-10.
- 中坊徹次編 (2013): 日本産魚類検索 全種の同定 第3版. 東海大学出版会, 秦野, 2428 pp.
- 中村 誠, 杉浦仁治 (1998): 牛久沼の魚類相について. 茨城県内水面水産試験場研究報告, 34, 77-80.
- 中村守純 (1969): 日本のコイ科魚類. 資源科学研究所, 東京, 455 pp.
- 中谷仁崇, 根本 孝 (2011): コイ. いばらき魚顔帳—湖と川の魚たち. 茨城県水産試験場内水面支場ホームページ: <https://www.pref.ibaraki.jp/nour-insuisan/naisuishi/gyoganchou/index.html>
- 中里亮治, 土屋 卓, 村松 充, 肥後真貴子, 櫻井秀明, 佐治あずみ, 納谷友規 (2005): 北浦におけるユスリカ幼虫の水平分布と個体数密度の長期変遷. *陸水学雑誌*, 66, 165-180.
- NG, H. H. and M. KOTTELAT (2007): The identity of *Tachysurus sinensis* La Cepède, 1803, with the designation of a neotype (Teleostei: Bagridae) and notes on the identity of *T. fulvidraco* (Richardson, 1845). *Elect. J. Ichthyol.*, 2, 35-45.
- 日本陸水学会編 (2006): 陸水の事典. 講談社, 東京, 590 pp.
- 落合 明, 田中 克 (1986): 新版魚類学 (下). 恒星社厚生閣, 東京, 1140 pp.
- 沖山宗雄編 (2014): 日本産稚魚図鑑 第2版. 東海大学出版会, 秦野, 1639 pp.
- 大森健策, 加納光樹, 碓井星二, 増子勝男, 篠原現人, 都築隆禎, 横井謙一 (2018): 過去50年間の北浦における魚類相の変遷. *魚類学雑誌*, 65, 165-179.
- 小沼洋司 (1983): 霞ヶ浦と北浦における湖岸帯の魚類相とハゼ類の分布域・漁獲量. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, 20, 15-23.
- 小沼洋司 (1985): 霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその摂餌について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, 22, 1-30.
- 小沼洋司, 高橋 惇, 鈴木健二, 藤富正毅 (1984): 霞ヶ浦における底生動物の生産に関する研究-1—ハゼ類及びテナガエビの生態と現存量—. 国立公害研究所研究報告, 53, 61-84.
- POST, J. R., L. G. RUDSTAM and D. M. SCHAEEL (1995): Temporal and spatial distribution of pelagic Age-0 fish in Lake Mendota, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124, 84-93.
- REYJOL, Y., P. FISCHER, S. LEK, R. RÖSCH and R. ECKMANN (2005): Studying the spatiotemporal variation of the littoral fish community in a large prealpine lake, using self-organizing mapping. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62, 2294-2302.
- RILEY, S. C., E. F. ROSEMAN, S. J. NICHOLS, P. O'BRIEN, C.

- S. KILEY and J. S. SCHAEFFER (2008): Deepwater demersal fish community collapse in Lake Huron. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **137**, 1879-1890.
- 酒井明久, 遠藤 誠, 井出充彦 (2002): 琵琶湖におけるイサザ仔稚魚の分布の特徴. 滋賀県水産試験場研究報告, **49**, 31-38.
- SAKAI, H., K. WATANABE and A. GOTO (2020): A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius*. *Ichthyol. Res.*, **67**, 330-334.
- 柴田真生, 金子誠也, 碓井星二, 百成 涉, 荒山和則, 加納光樹 (2020): 東日本の海跡湖「北浦」の沖帯における仔稚魚群集の季節変化. *La mer*, **58**, 101-114.
- 鈴木徳義 (1941): イシモロコ *Pseudorasbora parva* (T. et S.) に於ける追星の発現形式並びにその *P. pumila* M. の発現形式とその相違に就いて. *博物学雑誌*, **38**, 5-12.
- 高村典子 (2009): 湖沼という環境. 生態系再生の新しい視点—湖沼からの提案 (高橋典子編), 共立出版, 東京, p. 3-48.
- 竹内直政 (1971): 霞ヶ浦および北浦におけるウキゴリの生態. *資源科学研究所彙報*, **75**, 16-27.
- 富永 敦 (2009): 北浦潮来地先における 1980 年頃と 2007 年のワカサギとシラウオ産卵状況の比較. 茨城県内水面水産試験場研究報告, **42**, 15-19.
- 富永 敦, 半澤浩美, 野内孝則, 荒山和則 (2013): 霞ヶ浦における魚類および甲殻類の現存量の経年変化. *陸水学雑誌*, **74**, 1-14.
- 豊田大晃, 滑川結香, 加納光樹, 碓井星二 (2015): 茨城県北浦の流入河川の雁通川に遡上する魚類の季節変化. *日本生物地理学会会報*, **70**, 149-158.
- 碓井星二, 荒山和則, 加納光樹, 佐野光彦 (2015): 茨城県北浦のヨシ帯における魚類群集構造の季節変化. *日水誌*, **81**, 964-972.
- 碓井星二, 加納光樹, 荒山和則, 中里亮治 (2010): 北浦の沿岸帯におけるクルマサヨリ仔稚魚の生息場所利用パターン. *日本生物地理学会会報*, **65**, 29-38.
- 碓井星二, 加納光樹, 佐野光彦 (2014): 茨城県北浦のヨシ帯と護岸帯での魚類群集構造の比較. *日水誌*, **80**, 741-752.
- USUI, S., K. KANOU and M. SANO (2018): Food habits of fishes in a freshwater reed belt in Lake Kitaura, eastern Japan, in summer. *Fish. Sci.*, **84**, 469-476.
- YAMANAKA, H., Y. KOHMATSU and M. YUMA (2007): Difference in the hypoxia tolerance of the round crucian carp and largemouth bass: implications for physiological refugia in the macrophyte zone. *Ichthyol. Res.*, **54**, 308-312.
- 山崎和哉, 平山拓弥, 加納光樹 (2019): 霞ヶ浦の沿岸帯におけるチャネルキャットフィッシュ稚魚の季節的出現と生息場所利用. *水産増殖*, **67**, 41-47.
- 野内孝則 (2006): 霞ヶ浦・北浦におけるワカサギ及びシラウオ仔魚の出現について. 茨城県内水面水産試験場研究報告, **40**, 29-36.

受付: 2021年10月12日

受理: 2021年11月19日

